El origen de las células eucariontes

por Lynn Margulis y Dorion Sagan

La principal división en el mundo vivo no es entre plantas y animales, como se ha creído durante mucho tiempo, sino que se sitúa entre los seres vivos con células sin núcleo (procariontes) y los seres vivos con núcleo (eucariontes). En el primer grupo se encuentran las bacterias y las cianoficeas; en el segundo, los protozoos unicelulares, las plantas con flores, los vertebrados, etc. De hecho las células eucariontes no difieren solamente de las procariontes por el hecho de poseer núcleo: también poseen en el citoplasma unos corpúsculos como las mitocondrias o los cloroplastos. ¿Podría ser que las mitocondrias y los cloroplastos hubieran sido originariamente simples bacterias independientes que se hubieran ido a «vivir» al citoplasma de los antecesores de los eucariontes? Lynn Margulis, que defiende esta teoría desde hace unos quince años, expone en este artículo, junto con D. Sagan, los argumentos en su favor.

Durante mucho tiempo los biólogos han supuesto que todos los seres vivos podían clasificarse bien entre los vegetales bien entre los animales. Entre ellos se encontraba una diferencia clara: los primeros son fijos y obtienen sus alimentos directamente de las sales minerales del suelo (nitratos, etc.) o de la atmósfera (dióxido de carbono, etc.); los segundos generalmente son móviles y se alimentan normalmente ingiriendo presas (vegetales o animales). De hecho, esta distinción entre reino animal y vegetal sólo funciona relativamente bien con los organismos multicelulares, visibles a simple vista (plantas con flores, vertebrados, etc.). Pero cuando se consideran los organismos pluricelulares y microscópicos, surgen dificultades para clasificar un buen número de ellos en uno u otro de los dos reinos. Así, algunos organismos unicelulares como las euglenas (que miden aproximadamente unas 50 micras) son móviles y pueden ser clasificados en el reino animal debido a ese carácter, pero también están dotadas de orgánulos característicos de los vegetales, como los cloroplastos, que aseguran la fotosíntesis, es decir, la elaboración de los compuestos

carbonados gracias a la energía luminosa. Por su parte, muchas bacterias (microbios que miden alrededor de una micra), si bien no tienen cloroplastos, son capaces de fotosintetizar y también están dotados de movilidad. ¿En qué reino se las puede clasificar.

Desde hace unos veinte años quedó claro que estas dificultades desaparecían si se consideraba que la distinción fundamental entre los seres vivos se sitúa no entre vegetales y animales, sino entre dos grupos llamados procariontes y eucariontes, caracterizados por la ausencia o la presencia de un núcleo celular.

Una cuestión de núcleo y orgánulos

Esta distinción fue señalada desde los años veinte por el biólogo francés Edouard Chatton, quien por otra parte creó los términos procariota y eucariota.[1] Pero solamente empezó a ser aceptada a partir de la década de los sesenta, después de las publicaciones del bacteriólogo canadiense R.Y. Stanier.[2]

¿Cuál es esta diferencia? Los procariontes son seres vivos cuyas células no poseen núcleo. Muchos son unicelulares y de pequeñas dimensiones (aproximadamente una micra o menos) y están representados por las bacterias. Sin embargo, hay procariontes pluricelulares como, por ejemplo, las llamadas «algas azules», hoy llamadas cianofíceas o cianobacterias: son organismos filamentosos, a menudo coloreados de azul por un pigmento, la ficocianina (de aquí su nombre), muy extendidos en el suelo, océanos y aguas dulces, y que a veces son capaces de colonizar hábitats extremadamente inhóspitos (desiertos, aguas muy calientes, etc.).

Por su parte, los eucariontes son seres vivos cuyas células están dotadas de núcleo. Pueden ser unicelulares (euglenas,

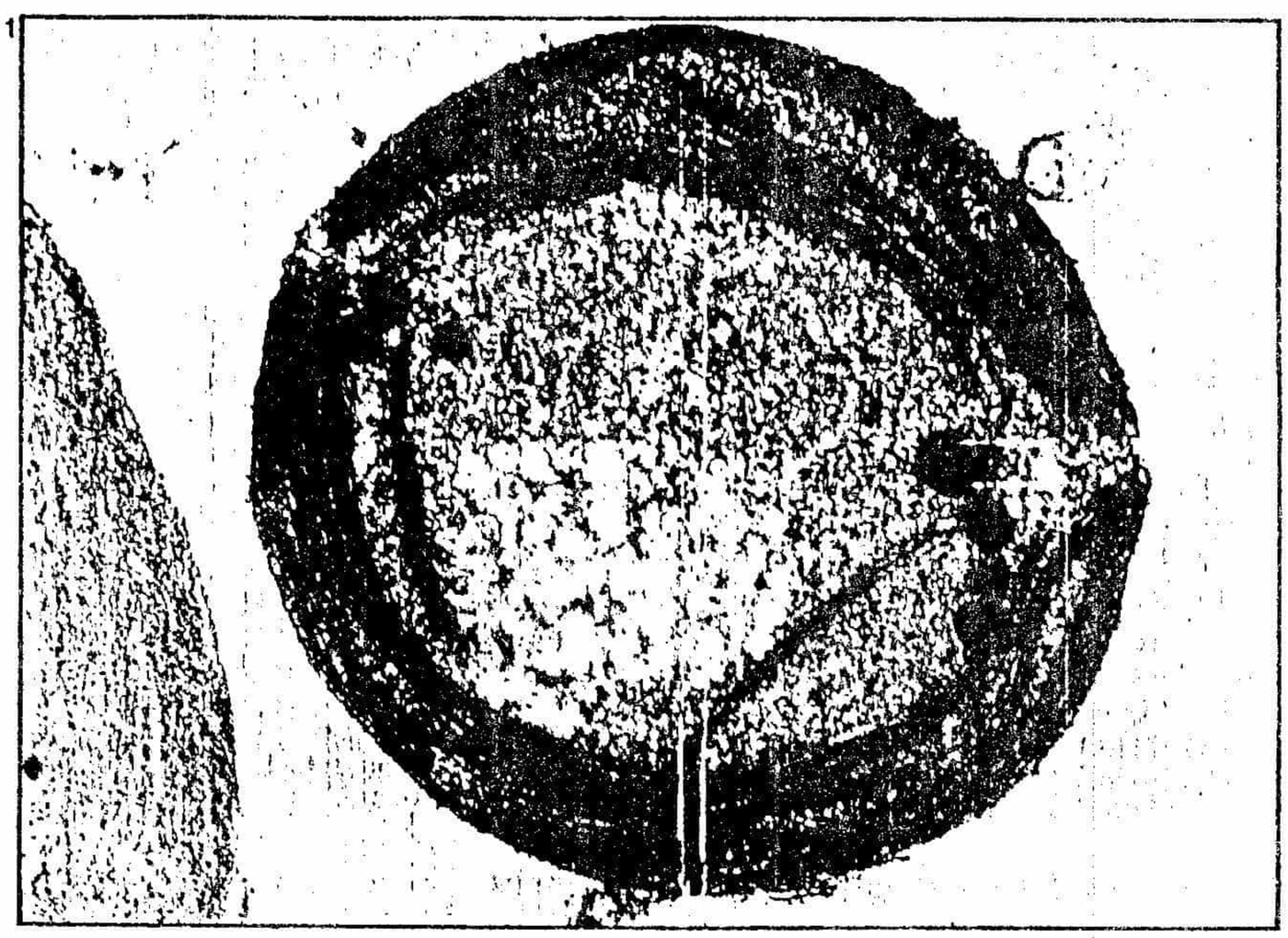


Figura 1. Las mitocondrias podrían ser los descendientes, muy modificados, de bacterias que parasitaron a las primeras células eucariontes, hace algunos miles de millones de años, y que desde entonces viven en simbiosis con ellas. Actualmente son orgánulos característicos de las células eucariontes: en su interior se llevan a cabo las reacciones bioquímicas de la respiración celular. Esta foto al microscopio electrónico muestra numerosas mitocondrias en el seno de una célula del hígado de un animal: son los corpúsculos alargados con estrías transversales, señalados aquí con una m. *(Las letras* cm *indican la membrana celular). Estas mitocondrias tienen un aspecto muy característico con sus múltiples estructuras laminares. (Foto David Chase, California.)*

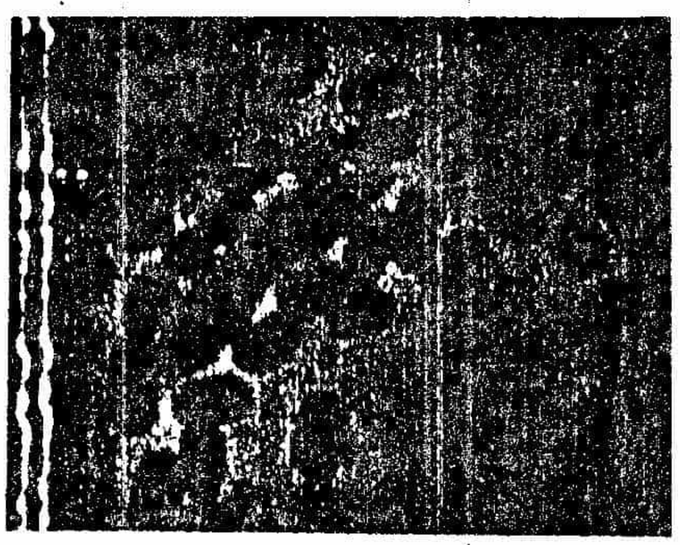


Figura 2. Los cloroplastos podrían ser también descendientes de procariontes que penetraron en algunas de las primeras células eucariontes, con las que establecieron una simbiosis. Un ejemplo clásico de cloroplastos es el representado en este corte al microscopio electrónico: el cloroplasto del alga del tipo Acetabularia *es redondeado y ocupa una buena parte de la célula. Los cloroplastos están presentes en las células de las hojas de todas las plantas verdes (musgos, helechos, plantas con flores...), y en las algas verdes; permiten a estos organismos eucariontes la realización de la fotosíntesis (síntesis de azúcares a partir del gas carbónico y el agua). Las plantas verdes serían los descendientes de las primeras células eucariontes parasitadas por los ancestros de los cloroplastos. (Foto Beverly Green, University of British Columbia, Vancouver, Canadá.)*

Figura 3. En el origen de las células eucariontes podría establecerse una simbiosis permanente entre varios tipos de bacterias (los antepasados de las mitocondrias, de los plastos y los protoeucariontes). Ejemplos actuales muestran que bacterias de especies distintas pueden vivir perfectamente de forma asociada. Esta foto ilustra una simbiosis entre bacterias que viven actualmente en un lago suizo. Se puede observar en el centro una bacteria grande rodeada de una veintena de bacterias más pequeñas. El complejo es llamado Pelochromatium roseum. *Estas distintas bacterias permanecen agrupadas: las pequeñas efectúan la fotosíntesis y ceden los metabolitos a la primera. (Foto Carles Abellà, Universitat Autònoma de Barcelona.)*

Lyn Margulis es profesora de biología en la Boston University; efectúa investigaciones sobre las comunidades microbianas y sobre los orígenes de la vida. Ha publicado numerosos libros sobre estos temas. **Dorion Sagan** es un escritor científico. También es epistemólogo e historiador de las ciencias. Está especializado principalmente en el impacto de la investigación sobre la historia y el pensamiento.

paramecios, amebas, etc.) –de un tamaño generalmente mayor que las bacterias (de 10 a 100 micras o más)–, o de organismos pluricelulares (plantas con flores, musgos, helechos, hongos, vertebrados e invertebrados).

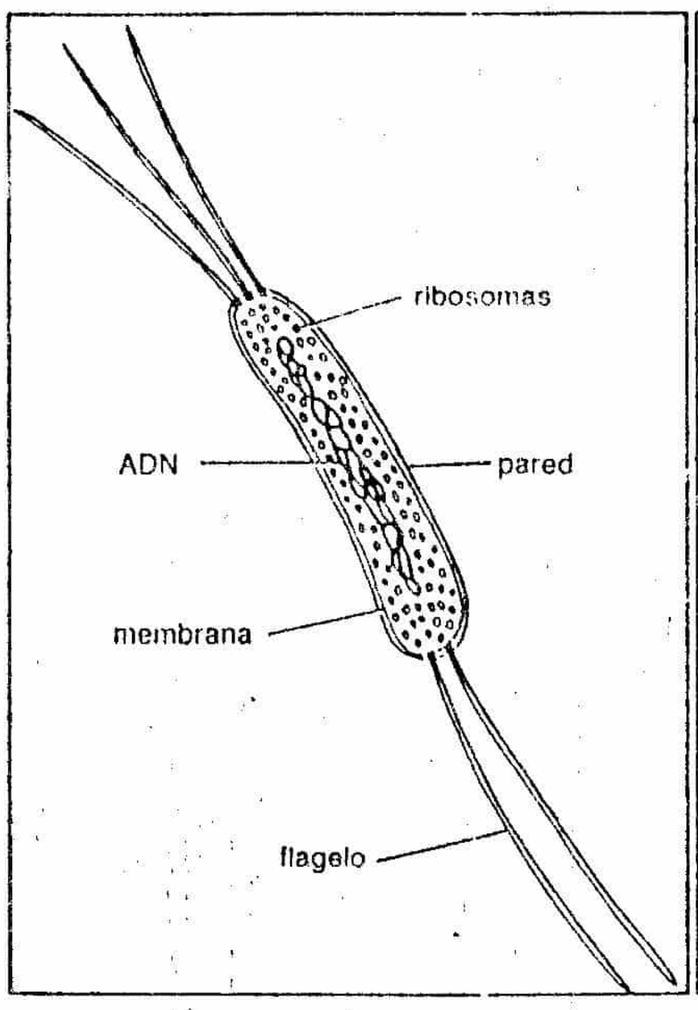
Las diferencias entre procariontes y eucariontes son numerosos (véase el encuadre 1). Además de la presencia de un núcleo delimitado por la membrana, las células eucariontes poseen en su citoplasma orgánulos como las mitocondrias (fig. 1). Se trata de pequeños corpúsculos donde se efectúan las reacciones bioquímicas de la respiración celular, ~~es decir, las reacciones bioquímicas de la respiración celular~~, es decir, las reacciones de oxidación de los azúcares y otros sustratos que conducen a la producción de energía química necesaria para la vida de la célula. En un lenguaje gráfico, las mitocondrias a menudo son denominadas «centrales energéticas» de la célula. Por el contrario, nunca hay mitocondrias en los procariontes. En las bacterias aerobias; es decir, las que utilizan oxígeno del aire para su respiración celular, los enzimas destinados a este proceso forman parte de la membrana citoplasmática o se encuentran dispersos por el citoplasma.

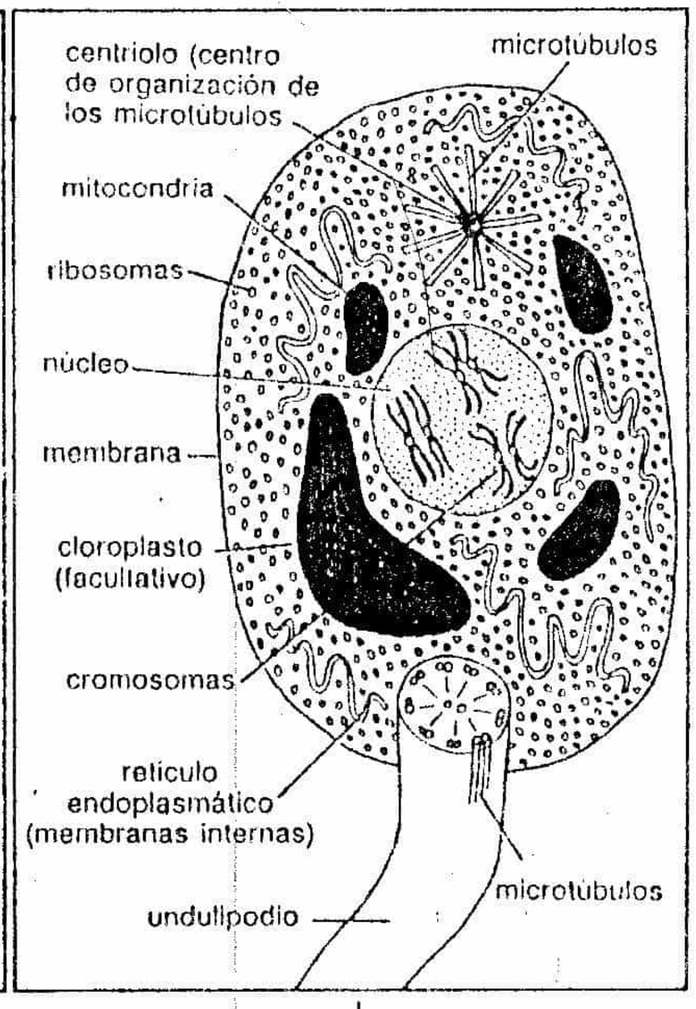
Además, los eucariontes capaces de llevar a cabo la fotosíntesis, como las plantas verdes (musgos, helechos, plantas con flores...) o las algas verdes, rojas o marrones, tienen células que contienen una variedad más de orgánulos intracelulares: los plastos (fig. 2). Es en estos orgánulos donde se encuentra la clorofila y donde se llevan a cabo las reacciones bioquímicas de la fotosíntesis. Por el contrario, los procariontes capaces de realizarla –cianoficeas y numerosas variedades de bacterias– nunca tienen plastos en sus células. En éstas, los enzimas de la fotosíntesis y pigmentos análogos a la clorofila forman parte de la membrana citoplásmica o están dispersos en el citoplasma.

Aún hay otras diferencias. Por ejemplo, el material genético de los eucariontes se presenta en forma de cromatina, es decir, de una asociación compleja y precisa entre los largos filamentos de ADN (la sustancia química de la herencia) y un grupo especial de proteínas, las histonas. Estas últimas tienen como misión contribuir al empaquetamiento del ADN, ya que éste consiste en filamentos muy largos que pueden alcanzar, de punta a punta, cerca de 2 metros, en las células humanas, y que deben quedar alojados dentro de un núcleo de 10 micras, aproximadamente. En algún momento de la «vida» de una célula eucarionte, la cromatina, es decir, el material genético, en lugar de aparecer al microscopio de forma difusa en el núcleo, adquiere la apariencia de corpúsculos, normalmente en forma de bastoncillos: los cromosomas. Las células eucariontes tienen al menos dos cromosomas en sus núcleos celulares, y a veces muchos más

(1) E. Chatton, *Titres et Travaux scientifiques 1906-1937*, E. Sottano.; 1937.
(2) R. Y. Stainer; C.B. Van Niel, *Arch. Mikrobiol., 42*, 17, 1962.

1 DIFERENCIAS MÁS IMPORTANTES ENTRE PROCARIONTES Y EUCARIONTES





PROCARIONTES	EUCARIONTES
Células generalmente pequeñas (1-10 μ); todas son microbios; las más complejas desde el punto de vista morfológico forman filamentos (cianobacterias) o micelios.	Células generalmente grandes (10-100 μ); algunos son microbios, pero la mayoría son organismos de tamaño grande; los más complejos desde el punto de vista morfológico son los vertebrados y las plantas con flores.
Patrimonio genético no rodeado por una membrana.	Núcleo rodeado de membrana.
División celular directa, normalmente por «fisión binaria»; el patrimonio genético no se tiñe mediante la técnica de Feulgen. No hay centriolo o haz mitótico.	División celular por mitosis clásica; muchos cromosomas que contienen ADN, ARN y proteínas; el núcleo se tiñe en rojo intenso mediante la técnica de Feulgen; centriolo, presencia de haces mitóticos.
Sexualidad ausente en la mayoría de las formas; cuando la hay consiste en una transferencia unidireccional de un donante a un receptor.	Sexualidad presente en la mayoría de las formas; participación de dos individuos (macho y hembra) en la producción de gametos.
No hay movilidad intracelular.	Importante movilidad intracelular.
Los organismos multicelulares nunca se desarrollan a partir de un cigoto diploide y no presentan diferenciación tisular.	Los organismos multicelulares se desarrollan a partir de un cigoto diploide; presentan una diferenciación celular importante.
Comprende formas anaerobias estrictas (el oxígeno las mata), anaerobias facultativas, microaerofílicas y aerobias.	Todas las formas son aerobias (necesitan oxígeno para vivir: las excepciones son claramente adaptaciones secundarias).
Enormes diferencias en los esquemas metabólicos en el conjunto del grupo; mitocondrias ausentes; enzimas para la oxidación de las moléculas orgánicas ligadas a la membrana celular, es decir no «empaquetadas».	Dentro del grupo existe el mismo metabolismo de oxidación (es decir, el metabolismo de la glucosa a través del ciclo de Krebs, etc.); los enzimas de oxidación de las moléculas orgánicas están alojados en las mitocondrias.
Flagelo bacteriano simple, cuando existe (proteína: flagelina).	Undulipoides (cilios y flagelos) que contienen 9 + 1 pares de microtúbulos (proteínas: tubulina, dineína, nexina, etc.).
Cuando hay fotosíntesis, los enzimas de la fotosíntesis no están «empaquetados» en plastos; la fotosíntesis puede ser anaeróbica y aeróbica –depósito de azufre y liberación de oxígeno–.	Cuando hay fotosíntesis, los enzimas están «empaquetados» en cloroplastos rodeados de una membrana; liberación de oxígeno procédente de la fotosíntesis.
Ribosomas 70S.	Ribosomas de 80s.
Esteroides ausentes o en cantidad limitada.	Importante cantidad de esteroides.

(algunos hasta centenares). En los procariontes solamente hay un cromosoma y nunca hay cromatina, si bien a veces se encuentran proteínas de tipo histona asociadas a su ADN.

Una diferencia clara entre las células eucariontes y las procariontes es que las primeras experimentan movimientos internos: movimientos de los cromosomas en el momento de la división celular, movimientos ligados a la fagocitosis (ingestión de sustancias: hormonas, colesterol, etc., mediante invaginación de la membrana citoplasmática y formación de vesículas intracelulares). Finalmente, una importante diferencia entre las células eucariontes y las procariontes es la presencia en gran número de sistemas de membranas internas (como las que forman la red membranosa llamada retículo endoplasmático, sobre el que operan numerosos procesos de síntesis) en las eucariontes. Este tipo de membranas internas está totalmente ausente en las células procariontes.

La compleja organización de las células eucariontes suglere, evidentemente, que aparecieron posteriormente a las procariontes. ¿Pero cómo se realizó el paso entre las dos categorías fundamentales de los seres vivos? Hay dos teorías. Una es la llamada «autógena»[3] Está sostenida especialmente por investigadores canadienses, como F.J.A. Taylor o E.D. Dodson, y estipula que la célula eucarionte apareció por la formación progresiva en el seno del citoplasma de compartimentos especializados –el núcleo que contiene el material genético; las mitocondrias que contienen los enzimas necesarios para la respiración; los plastos que contienen los enzimas y los pigmentos necesarios para la fotosíntesis– y por incremento progresivo del tamaño de las células. Hasta el presente no se ha demostrado que esta teoría sea falsa y quizá nunca podrá ser refutada totalmente. Sin embargo, si los orgánulos de las células eucariontes aparecieron realmente de esta manera en el curso de una evolución que duró millones de años ¿por qué no se encuentra ninguna forma intermedia? Por esta razón, la otra teoría, la de las comunidades microbianas coevolucionadas, nos parece más aceptable y es la que ahora desarrollaremos.

Microbios vivos en el interior de las células

Esta teoría, también llamada de la endosimbiosis en serie, se basa en las observaciones siguientes. La mitocondrias y los plastos tienen *grosso modo* unas dimensiones parecidas a las de las bacterias. Además, estos orgánulos contienen ADN, ARN mensajero, ribosomas y ARN de transferencia: pueden multiplicarse independientemente del núcleo celular mediante la replicación de su ADN y sintetizar al menos algunas de sus proteínas bajo el control de sus propios genes. Ello sugiere que estos orgánulos fueron antiguamente organismos unicelulares capaces de autorreproducirse y de sintetizar la totalidad de sus proteínas. Aunque contienen mucho menos ADN que las bacterias actuales, da la impresión que estos orgánulos pudieron tener como antecesores a bacterias que vivían independientemente. Seguidamente pasaron a ser huéspedes permanentes de bacterias más grandes y se estableció una simbiosis entre los distintos organismos, lo que acabaría dando los primeros seres unicelulares eucariontes.

¿Qué es una simbiosis? En el caso general se trata de una asociación prolongada de dos clases de seres vivos, en que cada uno de los organismos participantes encuentra ventajas. Un caso muy conocido entre los animales es el del cangrejo ermitaño, un crustáceo que se aloja en el interior de una caracola abandonada y una especie de anémona de mar que se fija en el exterior de la concha. La anémona protege al cangrejo ermitaño gracias a sus tentáculos urticantes y a cambio se aprovecha de los restos alimentarios del crustáceo. Sin embargo, la simbiosis que se postula como origen de las células eucariontes tienen algunos caracteres especiales: implican a bacterias; se trata de simbiosis intracelulares; los organismos en simbiosis han adquirido particularidades metabólicas que no poseían separadamente; la asociación se transmite de generación en generación.

¿Se puede encontrar ejemplos de simbiosis entre organismos vivos actuales en los que aparezcan unos u otros de estos caracteres? Si éste fuera el caso, la teoría de la endosimbiosis en serie quedaría reforzada. De hecho, se trata de este caso.

Primeramente se conocen simbiosis entre bacterias. Por ejemplo, en los lagos suizos vive una «bacteria consorcio» llamada *Pelochromatium roseum* (fig. 3). Se trata de una bacteria grande heterótrofa (es decir, que no puede sintetizar por sí misma sus metabolitos, al contrario que las bacterias fotosintéticas, por ejemplo) sobre la cual se encuentran fijados decenas de bacterias fotosintéticas (ellas son las que proporcionan los metabolitos a la primera). Otros casos de simbiosis intracelulares son más conocidos. Por ejemplo, la del paramecio *Paramecium bursaria*[4] que alberga algas verdes unicelulares del género *Chlorella*. Este organismo ciliado muy móvil habita en la superficie de las aguas dulces y busca hábitats bien iluminados por el sol: las algas aprovechan esta exposición y producen, a través de la fotosíntesis, un máximo de sustancias de las que el paramecio también se aprovecha.

Se conocen ejemplos de simbiosis en el que los participantes manifiestan un metabolismo distinto desde el momento en que están asociados. El caso más conocido es el de la asociación simbiótica entre las bacterias del género *Rhizobium* y las leguminosas (guisantes, judía, soja, trébol, etc.) o los árboles de pequeño porte del género *Psychotria* de América del Sur (este género pertenece a la misma familia que el cafeto y da origen a la ipeca, una sustancia empleada en farmacología como vomitivo). Las bacterias del género *Rhizobium* son capaces de establecerse en el seno de las hojas de *Psychotria* o en las raíces de las leguminosas (en este caso las células infectadas forman engrosamientos o «nódulos» sobre las raíces). Ni las bacterias, ni las plantas con las que se asocian, indepen-

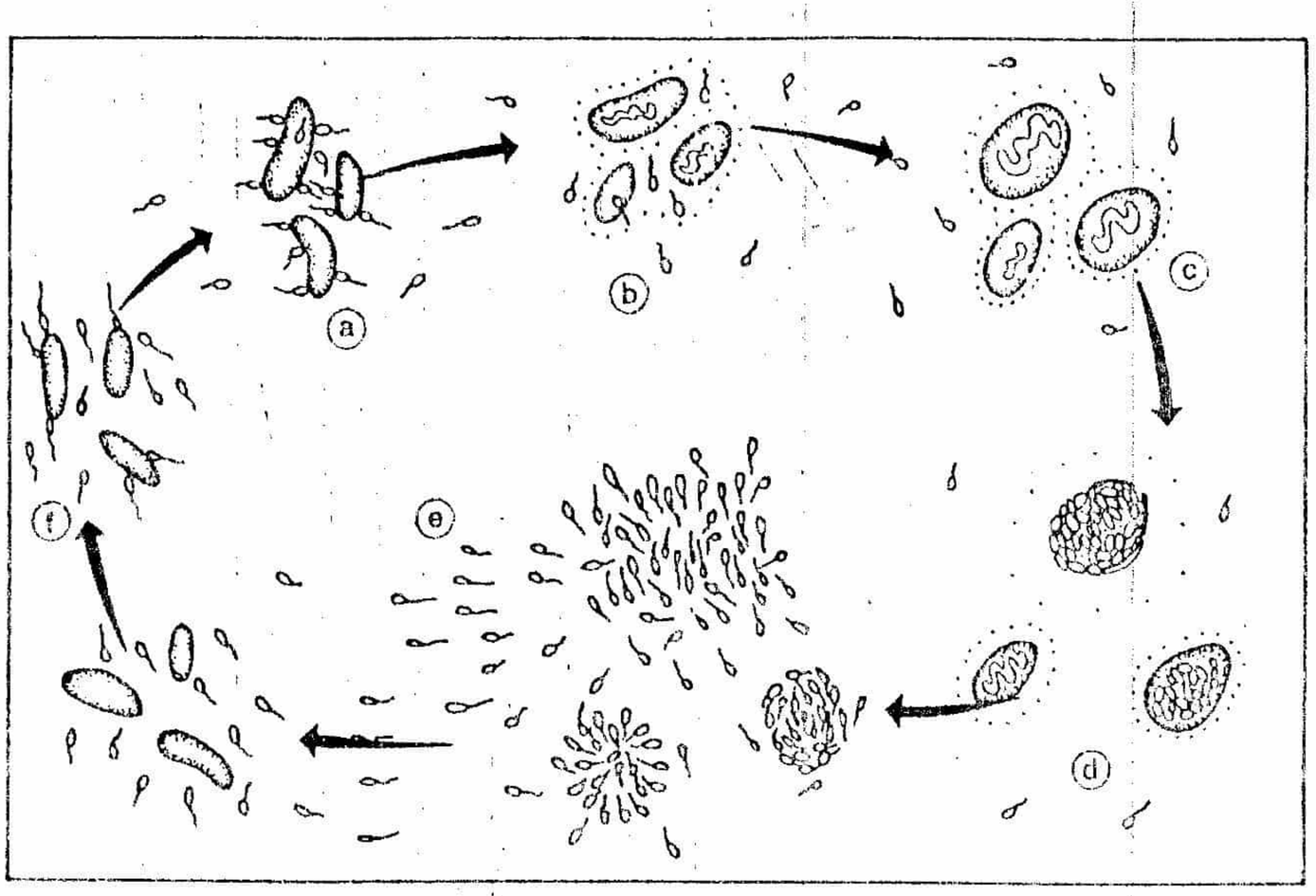


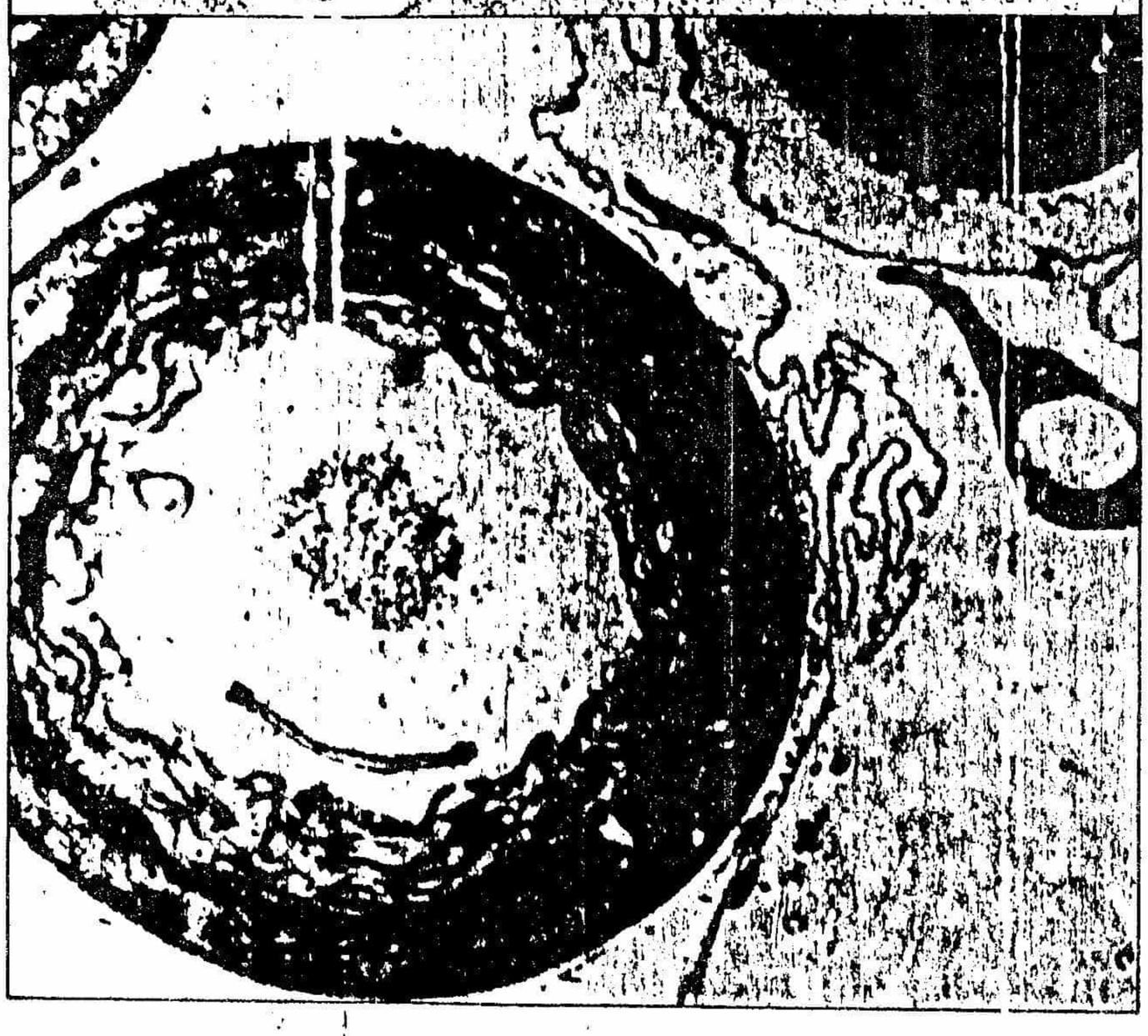
Figura 4. ¿Cómo penetraron las bacterias antepasadas de las mitocondrias en las células protoeucariontes? Hoy se conocen bacterias que parasitan a bacterias mayores que ellas. Este esquema ilustra el ciclo vital de una bacteria parásita del género* Bdellovibrio. *Este tipo de bacteria dotada de un flagelo se fija en la pared externa de una bacteria-huésped (a); penetra en el interior de ésta y se alimenta de su citoplasma (b, c); después se multiplica en gran número (d). La bacteria-huésped acaba por estallar (e), liberando nuevas bacterias parásitas que irán a empezar de nuevo el ciclo atacando otra bacteria-huésped (f). Quizá fueron bacterias del tipo de Bdellovibrio que, en lugar de destruir a su huésped, se implantaron y vivieron en simbiosis dando lugar a los antepasados de las mitocondrias.

(3) F.J.A. Taylor, *Taxon.*, *25*, 377, 1976; E.D. Dodson, *Journal canadien de microbiologie*, *25*, 851, 1979.
(4) M. Karakashian, en «Symbiosis», *Proc. Soc. Exp. Biol.*, Vol. 29. D. Jenning, ed.), Cambridge University Press, 1975.

En todo el reino vivo hay numerosos casos de simbiosis que implican a las bacterias.

5

6



dientemente son capaces de convertir el nitrógeno de la atmósfera en nitrógeno asimilable. Pero después de su asociación pueden hacerlo, lo que supone una gran ventaja para ambos, ya que entonces son capaces de sobrevivir en suelos totalmente desprovistos de sales de amoniaco o nitrato. Esta capacidad de fijación del nitrógeno atmosférico por los tejidos vegetales infectados por *Rhizobium* se debe a la aparición de estos tejidos de dos tipos de proteínas, que como han afirmado recientemente D.P.S. Verma, de la universidad de McGill de Montreal y S. Long de la universidad Stanford, de Estados Unidos, son: las nitrogenasas, que catalizan la transformación del nitrógeno libre en amoniaco, y las leghemoglobinas, que son moléculas que captan el oxígeno, análogas a la hemoglobina de los vertebrados, y que permiten a la nitrogenasa trabajar al abrigo del oxígeno.(5) Las nitrogenasas son sintetizadas por las bacterias y las leghemoglobinas tienen un origen mixto: su porción proteica procede de la planta, mientras que la no proteica (= el hemo) lo es de la bacteria.

Asociaciones hereditarias

Un buen número de simbiosis se transmiten hereditariamente, es decir, que ambos integrantes de la relación simbiótica permanecen asociados durante la reproducción. Éste es el caso del paramecio, que ya hemos citado, *Paramecium bursaria* y sus *Chlorella* intracelulares. Estos paramecios pueden reproducirse por vía asexual o por conjugación. En el primer caso se trata simplemente de una división celular: en *Paramecium bursaria* las algas se distribuyen simplemente entre las dos células hijas.

Figura 5. Si se admite que los antepasados de las mitocondrias fueron bacterias parásitas, hay que suponer que pudieron evolucionar de un modo de vida parásita a otro de vida simbiótica. En todo caso, actualmente se conocen ejemplos de bacterias que se integran a una vida de simbiosis con una célula huésped. En esta fotografía tomada con microscopio electrónico se observan bacterias (de forma redondeada) que viven simbiónticamente en el interior de vacuolas, dentro del citoplasma de un microbio mayor (algunas de estas bacterias también son visibles en el exterior del microbio). El organismo en cuestión pertenece al reino de los protoctistas (encuadre 2): se trata del género Barbulanympha *que vive en el intestino de la cucaracha* Cryptocercus.

Figura 6. Los antepasados de los cloroplastos pudieron ser procariontes, bacterias como las cianobacterias unicelulares, ya que éstas son capaces de realizar la fotosíntesis. Actualmente se supone que estos antepasados debían ser próximos de un género especial de cianobacteria llamado Prochloron. *Esta célula procarionte es redondeada y posee una estructura análoga a la de los cloroplastos (lamelas apiladas en su contorno). Además, sus pigmentos clorofílicos y sus enzimas necesarios para la fotosíntesis son casi idénticos a los que existen en los clorplastos de las células eucariontes. (Foto Beverly Green.)*

En el segundo caso, dos paramecios se acoplan e intercambian su material genético. Los paramecios de la especie *Paramecium bursaria* no se acoplan nunca si a ambos se les han sido retiradas experimentalmente sus algas simbiónticas; pero reanudarán su vida sexual en cuanto adquieran de nuevo su dotación de algas. Un caso espectacular de simbiosis transmitida hereditariamente es el de la cigarra *Eucelis incisus* y sus bacterias intracelulares. Este caso ha sido bien estudiado, especialmente por W. Schwemmler, de la universidad libre de Berlín.(6) Esta cigarra, extendida por todo el mundo, posee siempre en algunas de sus células dos tipos de bacterias; uno obligatorio llamado tipo *a;* otro auxiliar, llamado tipo *t*. Las células donde proliferan las bacterias en el insecto adulto forman dos masas (o bacteriomas), uno a cada lado del abdomen. En un momento determinado de su vida, las bacterias de ambos tipos se introducen en la hemolinfa (el equivalente de la sangre en los insectos) y emigran hacia los ovarios. Allí las bacterias del tipo *a* y *t* se reagrupan en número de unas 200 en forma de una bola que se aloja entre la célula-huevo y la membrana protectora del huevo. Por tanto, son puestas junto con el huevo y durante el proceso embrionario penetran en un tipo determinado de células que acaban dando los dos bacteriomas abdominales. De esta manera, las bacterias se transmiten de una generación de cigarras a la siguiente. Estas bacterias proporcionan a su huésped sustancias como el colesterol y algunos aminoácidos especiales (que la cigarra no puede sintetizar). Por su parte, las bacterias no parece que puedan ser capaces de reproducirse fuera de las células de la cigarra: aisladas, en cultivo, no se multiplican.

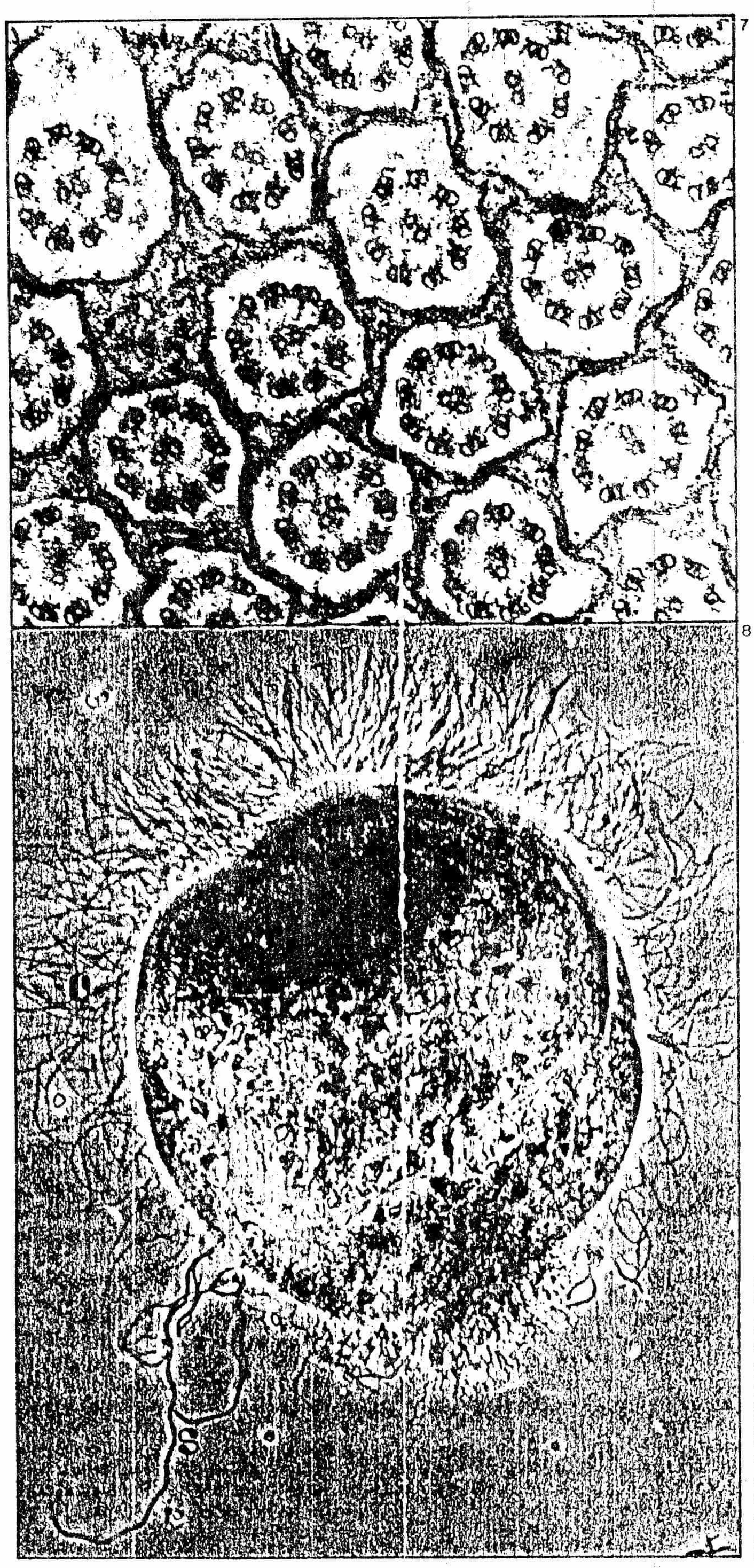


Figura 7. Las células eucariontes están caracterizadas, además, por la presencia de mitocondrias y plastos, por la frecuente presencia de flagelos o cilios, bautizados actualmente como undulipodia. *¿Serían éstos también descendientes, muy modificados, de bacterias que establecieron una simbiosis con las primeras células eucariontes? En cualquier caso, es de señalar que los* undulipodia, *tienen siempre la misma estructura en todas las células eucariontes. Esta foto muestra un apiñamiento de espermatozoides de quetognatos (animales que forman parte del plancton). Se observan, con este corte transversal de los* undulipodia, *pares de microtúbulos (también en corte transversal): 9 en la periferia y 1 en el centro. Esta constancia en la organización permite suponer un origen común para todos los* undulipodia *de las células eucariontes. (Foto R. Bargalló, Universitat de Barcelona.)*

Figura 8. Las bacterias espiroquetas (de aspecto filiforme) podrían ser el origen de los undulipodia *de las células eucariontes, desde el momento en que habrían entrado en una asociación simbiótica. Estas asociaciones aún hoy existen. Este protoctista del género* Trichonympha *habita en el intestino de las termitas. Sobre su membrana externa figuran no solamente la corona de* undulipodia (u), *sino también bacterias* espiroquetas (s), *muy alargadas, de forma helicoidal. (Foto David Chase, California.)*

(5) D.P.S. Verma, S. Long, *International Review of Cytology, Suppl., 14,* 227, 1983.
(6) W. Schwemmler, *International Review of Cytology, Suppl. 14,* 247, Academic Press, 1983.

Las primeras células con núcleo aparecieron hace mil millones de años.

❷ COMPARACIÓN DE LOS CINCO REINOS

	MONERAS	PROTOCTISTAS
TIPO CELULAR	Procariontes	Eucariontes
NUTRICIÓN	Variada: absorción, fotosíntesis, quimiosíntesis pero no ingestión	Absorción, ingestión o fotosíntesis
METABOLISMO DEL OXÍGENO	Oxígeno tóxico, tolerado o necesario.	Oxígeno necesario.
REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO	Todos pueden reproducirse de forma asexual. A veces se dan recombinaciones genéticas. No hay meiosis ni mitosis.	Todas las formas pueden reproducirse asexualmente. Además, en algunos casos se da la meiosis y la fecundación.
TIPO DE VIDA	Unicelular aisladas, filamentosas, coloniales o miceliales. Móviles o inmóviles por deslizamiento o por flagelo.	Muchas son formas unicelulares acuáticas. Algunas son formas coloniales multicelulares y miceliales.
ESTRUCTURAS Y FUNCIONES CARACTERÍSTICAS	Flagelos compuestos de flagelina. Algunos producen endosporas o estructuras de fructificación. A veces contienen mucopéptidos. No se dan movimientos intracelulares.	No hay embriones ni conexiones intercelulares complejas (por ejemplo desmodesmos). Varias paredes celulares y películas proteicas. Algunos no poseen paredes. Fagocitosis. La mayoría poseen undulipodios que contienen microtúbulos organizados según un esquema 9 + 1 y compuestos de tubulina. Movimientos intracelulares.
EJEMPLOS	Bacterias, cianofíceas (algas azules), actinobacterias (actinomicetos).	Amebas, ciliados, radiolarios, diatomeas, mixomicetos, algas unicelulares o pluricelulares (verdes, marrones o rojas).

De hecho, la simbiosis entre la cigarra *Euclis incisus* y las bacterias de tipo *a* y *t* es tan profunda que el desarrollo normal del embrión depende incluso de la presencia de bacterias. En los experimentos llevados a cabo durante estos últimos años, el biólogo alemán W. Schwemmler eliminó las bacterias del huevo de la cigarra (mediante el tratamiento de la hembra con antibióticos, por ejemplo): el huevo producido da lugar a un embrión cuyo abdomen no se llega a desarrollar. Estos embriones formados únicamente por el cefalotórax no son viables. El conjunto de estos datos sugiere que la simbiosis entre el huésped y las bacterias implica un cierto grado de integración de sus sistemas genéticos. La cantidad de ADN que poseen estas bacterias es mucho más pequeña que la que se encuentra por término medio en las bacterias libres. Desde que las bacterias de tipo *a* y *t* viven en simbiosis con esta especie de cigarra (es decir, desde hace al menos 200 millones de años), han perdido un cierto número de sus genes, y especialmente los que les permitirían multiplicarse normalmente en cultivos. W. Schwemmler cree que estos genes han sido transferidos al patrimonio genético de las células del huésped, ya que las bacterias pueden multiplicarse en el seno de estas células. Este biólogo estima, además, que algunos genes de la cigarra han sido transferidos también en sentido inverso, es decir, al patrimonio genético de las bacterias (estos genes serían los responsables de la producción del colesterol, los aminoácidos sulfurados y la regulación del desarrollo del abdomen del embrión).

Un importante argumento en favor del origen simbióntico de las células eucariontes fue aportado en 1972 por el biólogo norteamericano Kwang W. Jeon, de la universidad de Tennessee.[7] Este investigador observó amebas (de la especie *Amoeba proteus)* infectadas espontáneamente por una variedad de bacterias: un buen número de las células que albergaban estos procariontes morían y los que sobrevivían eran más frágiles y se reproducían peor que las células normales. Pero después de cinco años de cultivo en el laboratorio, una cepa de ameba que albergaba estas bacterias recuperó su viabilidad normal. Kwang W. Jeon demostró que estas bacterias pasaron de tener un papel parasitario a otro simbiótico, útil para la ameba. Sin ser el resultado de elegantes experimentos, aportó la prueba de que las bacterias habían pasado a ser indispensables incluso para la misma supervivencia de su huésped «infectado». Así, transplantó núcleos de amebas que albergaban bacterias simbiónticamente a amebas normales a las que se había extraído el núcleo: las amebas «construidas» artificialmente se revelaron poco viables. Ello probaba que el patrimonio genético de las amebas simbiónticas había perdido un cierto número de capacidades genéticas: éstas sin duda determinaban funciones bioquímicas, que a partir de aquel momento eran asumidas por las bacterias simbiónticas. Efectivamente, en cuanto Jeon añadió las bacterias extraídas de las amebas simbiónticas, las amebas «construidas» de aquella manera adquirieron de nuevo toda su vitalidad.

Este ejemplo demuestra que la simbiosis entre microbios no es una mera suposición, sino que puede establecerse con cierta rapidez.

En estas condiciones, si aceptamos la idea de que las primeras células eucariontes nacieron de una unión simbiótica rápida entre bacterias, ello explicaría por qué no se encuentran formas intermediarias entre células procariontes y eucariontes.

Nos queda por ver ahora de qué maneras las bacterias han podido llegar a producir los orgánulos de las células eucariontes. ¿Es posible encontrar actualmente bacterias cuyas características sean bastante próximas a las de los orgánulos de las células eucariontes?

Los antepasados de las mitocondrias y los plastos

Las mitocondrias podrían haber derivado de bacterias análogas a las conocidas actualmente con el nombre de *Bdellovibrio.* Se trata de un tipo de bacterias que no fue descubierto hasta 1962, que tiene la particularidad de invadir activamente y parasitar bacterias-huésped. Una vez en su interior, *Bdellovibrio* se alimenta a su costa y se multiplica: finalmente, la bacteria-huésped estalla y libera numerosas bacterias-parásitas que irán a reanudar el mismo ciclo en otros huéspedes (fig. 4). La forma de pentración de los *Bdellovibrio* en su huésped sugiere que no es necesario imaginar una bacteria ancestral capaz de fagocitosis para explicar la presencia de pequeñas bacterias en el interior de una mayor.

Si se admite que bacterias análogas a *Bdellovibrio* han sido las antecesoras de las mitocondrias, hace falta imaginar que éstas han podido evolucionar de su estado de parásito al de simbionte: esta evolución es perfectamente verosímil, como indican los experimentos de K.W. Jeon

7) K.W. con. *Science*, 76, 1122, 972.

HONGOS	PLANTAS	ANIMALES
Eucariontes	Eucariontes	Eucariontes
Absorción.	Fotosintesis	Ingestión
Oxígeno necesario.	Oxígeno necesario.	Oxígeno necesario.
Células haploides o dicariontes. Reproducción mediante esporas haploides. Fecundación por conjugación, meiosis.	Fecundación de la hembra por un gameto macho. Fase diploide que se desarrolla a partir de un embrión.	Los espermatozoides y el óvulo forman un cigoto que lleva a una blástula y después, generalmente, a una gástrula.
Los organismos normalmente tienen forma micellar, accesoriamente unicelulares.	Multicelulares, sedentarios, normalmente viven sobre el suelo.	Multicelulares, normalmente móviles gracias a sus músculos.
Todas las células están desprovistas de undulipodios. Paredes celulares continuas. No se da la fagocitosis. Filamentos (hifas) divididas en segmentos por paredes celulares perforadas. Movimientos intercelulares importantes.	Notable diferenciación tisular. Pared celular celulósica. Producen compuestos complejos secundarios (por ejemplo terpenos y antocianinas). Los espermatozoides poseen undulipodios.	Diferenciación celular y tisular muy importante. No hay pared celular. Fagocitosis. Conexiones complejas entre las células (por ejemplo: desmodesmos). Los espermatozoides y algunas células somáticas poseen ciclios o undulipodios.
Levaduras, mohos, hongos.	Musgos, hepáticas, plantas con flores, coníferas.	Esponjas, corales, gusanos, moluscos, insectos, vertebrados.

que acabamos de ver (fig. 5). También podemos imaginar que la simbiosis entre los antepasados de las mitocondrias y sus células huésped implicaron una transferencia de genes del ADN mitocondrial al ADN del núcleo celular, ya que las mitocondrias actuales tienen mucho menos ADN que las bacterias libre. y la mayoría de sus procesos de síntesis proteica están asegurados por los genes del ADN del núcleo celular. También en este caso, ejemplos como el de la cigarra *Eucilis incisus* demuestran que estas transferencias de genes son totalmente verosímiles.

Hay otros posibles antepasados bacterianos para las mitocondrias. Como demostraron en 1975 P. John y F.R. Whatley en Oxford, bacterias actuales, como *Paracoccus denitrificans*,[8] una bacteria aerobia (que emplea el oxígeno para la respiración celular) o *Rhodopseudomonas*, una bacteria en forma de bastoncillo, capaz de fotosintetizar y de realizar la respiración celular, tienen características metabólicas especiales. Contrariamente a las de otras bacterias, sus enzimas implicados en los procesos respiratórios (citocromos c, quinonas, etc.) tienen propiedades muy parecidas a las de los enzimas presentes en las mitocondrias. Por tanto, podría ser posible que las bacterias simbiónticas que dieron lugar a las mitocondrias hubieran estado emparentadas ya con *Paracoccus* ya con *Rhodopseudomonas*.

En lo que se refiere al huésped bacteriano que habría albergado a las bacterias simbiónticas antecesoras de las mitocondrias, podría ser que estuvieran emparentadas con el género *Thermoplasma* actual, como ha sugerido D. Searcy de la universidad de Massachusetts en Amherst. Esta bacteria forma parte de las arqueobacterias, un grupo identificado hace pocos años y que está caracterizado por la presencia de rasgos próximos tanto de los eucariontes, como a los procariontes. En especial lo que acerca las arqueobacterias a los eucariontes es la ausencia en ellas de paredes rígidas, la presencia de proteínas parecidas a las histonas, la existencia de «genes en fragmentos», una composición especial de su membrana y, finalmente, la organización de los ribosomas, estas pequeñas fábricas de producción de proteínas.

¿Cuál es, por su parte, el antecesor bacteriano de los cloroplastos? La fotosíntesis existe en los procariontes, ya sea en las bacterias o en las cianoficeas o cianobacterias. En las capas geológicas de −3 mil millones de años a −mil millones de años, sólo se encuentran cianoficeas. Después, hacia mil millones de años aparecen las primeras células eucariontes. Por tanto, las procariontes fotosintéticas precedieron en la historia de la evolución a los eucariontes. La gran mayoría de las cianoficeas están dotadas de un aparato fotosintetizador relativamente distinto de los cloroplastos. Pero en 1975 se descubrió un género de cianoficeas unicelulares, llamadas *Prochloron* (fig. 6), que poseen exactamente los mismos pigmentos clorofílicos (clorofila a y b) que los cloroplastos de los eucariontes.[9] Esta cianobacteria realiza una fotosíntesis rompiendo la molécula del agua y liberando oxígeno, exactamente como hacen los cloroplastos. Muy probablemente éstos derivan de cianobacterias ancestrales próximas de las *Prochloron*, actuales. Estas bacterias ancestrales debieron establecerse simbiónticamente en el seno de células huésped que eran simbiónticas con las bacterias antecesoras de las mitocondrias: de aquí el nombre de «endosimbiosis en serie» dado a esta teoría del origen de las células eucariontes.

¿Una tercera categoría de simbiosis?

También hemos dado a conocer la idea de que debió de haber un tercer tipo de bacterias participantes en la «endosimbiosis en serie» y que explicaría la frecuente presencia en las células eucariontes de cilios y flagelos de una estructura muy especial y muy distinta de la de los flagelos bacterianos.[10] En los eucariontes pluricelulares, algunos tipos de células poseen cilios como, por ejemplo, las células epiteliales de las trompas de Falopio en los mamíferos. Las trompas de Falopio son «conductos» que enlazan los ovarios con el útero, y los cilios de las células epiteliales ayudan a los espermatozoides a moverse en estas trompas hasta encontrarse, quizás, con el óvulo. En casi todos los eucariontes los espermatozoides por sí mismos son células capaces de desplazarse con la ayuda de un flagelo. Por otra parte, muchas especies eucariontes unicelulares están provistas de una cobertura de cilios (como los paramecios) o de «flagelos» (como el tripanosoma, el causante de la enfermedad del sueño).

Bajo examen microscópicos los cilios y los flagelos de los eucariontes muestran siempre la misma estructura: contienen diez pares de microtúbulos, uno de ellos figura en el centro y nueve están situados en círculo en la periferia. Esta estructura es característica de los «cilios» y «flagelos» de eucariontes, y por ello son denominados con el término común de *undu-*

(8) P. John, F.R. Whatley, *Nature, 254,* 495, 1975.
(9) R.A. Lewin, N.W. Whithers, *Nature, 256,* 735, 1975; E.H. Newcomb, T.D. Pugh, *Nature, 253,* 533, 1975.
(10) L. Margulis, L. To, D. Chase, *Ann. N. Y. Acad. Sci., 4361,* 365, 1981.

Las células con núcleo probablemente son comunidades microbianas bien integradas.

lipodia. Hay que señalar también que cada *undulipodium* está compuesto por más de 100 proteínas distintas (fig. 7). Por el contrario, los flagelos de las bacterias no poseen de ningún modo una estructura tan compleja. Por otra parte, un flagelo de bacteria sólo contiene una variedad de proteína, la flagelina. Por esto hemos formulado la hipótesis suplementaria de que los *undulipodia* de los eucariontes podrían haberse originado de una simbiosis entre bacterias móviles con las células protoeucariontes, es decir, las que ya habían incorporado los antecesores de las mitocondrias. También propusimos la hipótesis de que estas bacterias móviles pertenecían a la clase de las espiroquetas, minúsculas bacterias de forma helicoidal (a título de ejemplo recordemos que el agente de la sífilis, *Treponema pallidum* es una espiroqueta).

¿Por qué hemos formulado esta hipótesis? Es conocido que las espiroquetas actuales forman parte frecuentemente de comunidades microbianas, en el suelo, por ejemplo, y mantienen de esta manera relaciones simbiónticas de diverso tipo. En el intestino de los insectos se las puede encontrar asociadas a protistas mucho mayores que ellas (fig. 8). En algunos casos, rodean en gran número a un protista y sus movimientos ondulantes permiten moverse «involuntariamente» a su huésped. Esta observación nos ha llevado a sugerir que la extrema variedad de las formas en los protistas llamados *ciliados* (paramecios, etc.), es quizás el resultado de asociaciones simbióticas variadas entre las células huésped y las poblaciones de espiroquetas que habitan su superficie.

Si las espiroquetas han originado los *undulipodia*, estos organismos han cambiado enormemente. En especial, no parece que posean sistema genético propio, al contrario que las mitocondrias y los cloroplastos. Se encuentra bastante ARN en los corpúsculos llamados «cinetosomas» que están situados en la base de los *undulipodia* de los eucariontes, pero no poseen ADN, ni ribosoma, etc. Una solución a este enigma es que, sin duda, el patrimonio genético de las espiroquetas ancestrales pudo ser transferido al seno del núcleo celular, de la misma manera que algunos fragmentos del patrimonio genético de los antecesores de las mitocondrias y los cloroplastos.[11] Efectivamente, hoy se sabe que hay genes de los plastos y mitocondrias que pueden estar en el patrimonio genético contenido en el núcleo. Por ejemplo, France Farrelly y Ronald Butow, de la universidad de Texas, Dallas, demostraron en 1983, que se encontraban fragmentos del ADN mitocondrial (es decir genes mitocondriales) en el ADN del núcleo de la levadura.[12] Otros equipos han encontrado el mismo tipo de resultado en el erizo de mar, en insectos o en la rata.[13] Además, recientemente se ha comprobado que también se podían dar fenómenos de transferencia entre orgánulos intracelulares. D.B. Stern y D.M. Lonsdale, de Cambridge (Gran Bretaña) demostraron en 1982 que, en el maíz, algunos genes del cloroplasto se encontraban en el ADN mitocondrial.[14] D.B. Stern, actualmente en Stanford, y S. Palmer (Duke University, Carolina del Norte) recientemente han verificado que este fenómeno existía en toda una serie de plantas: guisantes, judías, espinacas, etc.[15] Este fenómeno de transferencia de genes se observa muy a menudo entre las bacterias libres. En los eucariontes un fenómeno análogo es el de los trasposones o genes saltadores (es decir, genes que cambian de lugar dentro del genomio) (*Mundo Científico*, n.º 35, p. 408, abril 1984). Por tanto, no es imposible que las espiroquetas ancestrales hayan transferido sus genes, no solamente hacia el núcleo celular, sino también hacia otros orgánulos intracelulares.

De ahí, que pensemos que la teoría «espiroquetal» del origen de los *undulipodia* podría someterse a comprobación, incluso si ello hubiera de resultar difícil. Además, los progresos de la microscopía electrónica y de la biología molecular permiten esperar que se podrán verificar definitivamente todos los aspectos más importantes de la teoría de la endosimbiosis en serie. En todo caso, los orgánulos deberían parecerse bioquímicamente más a sus antepasados microbianos putativos que al nucleoplasma que actualmente los encierra. Hoy día los hechos conocidos son lo bastante convincentes como para que los biólogos reconozcan como verosímil, al menos, el origen por simbiosis bacteriana de las mitocondrias y los plastos.

Las células eucariontes serían, por tanto, unas comunidades microbianas bien integradas, «coevolucionadas». No serían, como los procariontes, entidades simples. Estarían constituidas por organismos que vivirían en un ambiente que, por sí mismo, es un organismo vivo. la vida en el interior de un medio vivo es más permisiva que la vida en el exterior.[16] Por esta razón, el patrimonio genético de los plastos y mitocondrias es muy reducido, aunque asegura, sobre todo, su aptitud para multiplicarse.

Si la teoría de la endosimbiosis en serie se revela correcta, significaría que la simbiosis es uno de los mecanismos más importantes y más rápidos de la evolución. Entonces la biología celular no sería más que un caso especial de la ecología microbiana. La teoría de la endosimbiosis en serie también está de acuerdo con las ideas actuales sobre la clasificación de los seres vivos, que está fundada en el reconocimiento de los cinco reinos vivos[17] (y no de dos reinos, las plantas y los animales, como antiguamente). Estos cinco reinos son las moneras, los protoctistas, los animales, los hongos y las plantas (encuadre 2).

El reino de las *moneras* agrupa a las bacterias y a las cianobacterias, es decir, a los procariontes. La ausencia de un núcleo rodeado de una membrana y de cualquier resto de mitosis les distingue de cualquier otro tipo de ser vivo. El reino de los *protoctistas* comprende los organismos eucariontes unicelulares y también algunos organismos multicelulares, como las algas (*Fucus*, etc.). Cuando los eucariontes unicelulares están reagrupados en número suficiente, pasan a ser visibles, por ejemplo, en la forma de las ovas comunes, rojas o pardas que se encuentran en la orilla del mar. El reino *animal* incluye a todos los organismos vertebrados e invertebrados que se desarrollan a partir de una blástula, esta bola de células embrionarias características que recuerda algo a un balón de fútbol. La nutrición en este reino está asegurada, en general, por una ingestión por fagocitosis. El reino de los *hongos* incluye algunas formas muy conocidas, como la levadura de cerveza, los mohos, las setas comestibles, etc. Estos antepasados unicelulares o pluricelulares tienen células cuyo núcleo contiene un único juego de cromosomas en todos los estadios de su ciclo vital (y se llaman por ello haploides). No hay células de hongos que estén dotadas de *undulipodia* y no son fagocíticas. Absorben su alimento a partir del suelo o de huéspedes vivos. El reino de las *plantas* incluye a todas las plantas que se distinguen de los demás eucariontes fotosintéticos (algas) y de las bacterias fotosintéticas por el hecho de que se desarrollan a partir de un embrión.

La clasificación en cinco reinos reconoce como fundamentalmente distintos los procariontes de los eucariontes. Los primeros, organismos poco visibles y sin embargo con un papel crucial en el microcosmos, son los antecesores primordiales de todos los demás seres vivos actuales: además, dominaron la Tierra en el curso de la mayor parte de su historia fósil.[18] Las comunidades microbianas, de las que nuestras propias células descienden, finalmente han recibido el respeto y la atención que merecen. ■

(11) J. Ellis, *Nature, 299*, 678, 1982; R. Lewin, *Science, 224*, 970, 1984; M. Yaffe, G. Schatz, *TIBS*, p. 179, abril 1984.
(12) F. Farelly, R.A. Butow, *Nature, 301*, 296, 1983.
(13) H.T. Jacobs y col., *J. Cell. Biochem., Suppl. 6*, 817, 1982; G. Gelisen y col., *Nature, 301*, 631, 1983; H.T. Hadles, *Proc. Natl. Sci. USA, 80*, 6495, 1983.
(14) D.B. Stern, D.M. Londsdale, *Nature, 299*, 698, 1982.
(15) D.B. Stern, J. Palmer, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 81*, 1946, 1984.
(16) D.C. Smith, *Trans. Royal. Soc. London, Ser. B. 204*, 115, 1979.
(17) R.H. Whittaker, *Science, 163*, 150, 1969.
(18) G. Vidal, *Investigación y Ciencia, 83*, 8, 1983.

Para más información:

- L. Margulis, *Symbiosis in cell evolution, life and its environment on the early earth*, Freeman, 1981.
- L. Margulis, K.V. Schwartz, *Five Kingdoms; an illustrated guide to the phyla of life on Earth*, Freeman, 1982.
- L. Margulis, *Early life*, Jone and Bartlett, 1982.
- W. Schwemmler, H.E.A. Schenk (eds.), *Endocytobiology*, De Gruyter, 1980.
- D. Sagan, L. Margulis, *The expanding microcosm*, Summit Books, en prensa.

- Para una bibliografía más completa, véase la página 375.